**Embryonic Development of the Mite Phytoseiulus persimilis (Parasitiformes, Phytoseiidae). Yastrebtsov A. V.— Vestn. zool., 1991, N 3.**— Described embryogenesis of the plant dwelling mite, *Phytoseiulus persimilis* is found to be common to gamasid mites type. Cleavage superficial, with periblastula formation (2—10 hours after oviposition). Ectoderm and mesoderm formation are of immigration type (8—14 hours). During prelarval morphogenesis, segmentation (all prosomal segments and opistosoma), mid-gut, ganglionic mass and generative organs formation take place (14—32 hours). During larval morphogenesis, gnathosome and walking legs formation, linkage of fore-, mid- and hind-gut, larval cuticle formation, under which IV pair of legs remains, take place (32—70 hours). It is shown that IV pair of legs developmental delay is a result of the rest legs growth in a limited space caudally. Morphological level of the hatching larva responds to the 1st nymphal stage.

УДК 598.2:611—018.46

**Е. В. Скрипченко**

# СТРОМА КОСТНОГО МОЗГА ПТИЦ

Усложнение общей организации птиц по сравнению с пресмыкающимися, появление теплокровности, переход к обитанию в новой среде отразились на строении скелета, кроветворных органов и кроветворении. У птиц намечается разделение лимфоидного и миелоидного кроветворения. Кроме специального лимфоидного органа — фабрициевой сумки — у пластинчатоклювых птиц появляется новое лимфоидное образование — паратрахеальные узлы (Акилов и др., 1979). До настоящего времени остается спорным вопрос о топографии эритропоэза у птиц. Большинство исследователей склонны считать, что эритропоэз у птиц происходит интраваскулярно (Sorrel et al., 1982; Weiss., 1980 и др.), хотя есть и другое мнение. У птиц (взрослые голуби и куры), как и у низших позвоночных, эритробластические островки в кроветворной ткани не обнаружены (Bassis, 1976), все же некоторые исследователи (Хамидов и др., 1978) рассматривают эритропоэз как внесосудистый процесс. Изучая дифференцировку и пролиферацию кроветворных клеток костного мозга у птиц, исследователи обратили внимание на наличие контактов между созревающими кроветворными и стромальными клетками (Sorrel et al., 1982; Weiss, 1980). Возможно, прямые взаимодействия этих клеток имеют определяющее значение в гемопоэзе птиц.

Это явление заслуживает особого внимания, необходимо определить, являются ли эти контакты местами только тесного соприкосновения или они играют роль в обмене специальной информацией между клетками. Но прежде всего следует выяснить клеточный состав стромы костного мозга у птиц и морфофункциональные особенности стромальных элементов, поскольку такие сведения в литературе скудны и фрагментарны.

**Материал и методы исследования.** Стромальный компонент костного мозга исследовали под световым и электронным микроскопом. Для световой микроскопии готовили пленочные препараты и микротомные срезы. В качестве материала использован костный мозг курицы домашней *(Gallus gallus)*, голубя сизого *(Columba livia)*, поползня обыкновенного *(Sitta europaea)*, воробья домового *(Passer domesticus)*. Для микротомных срезов материал фиксировали 10 %-м нейтральным формалином и заливали в парафин. Срезы окрашивали гематоксилин-эозином и ШИК-реакцией. Ретикулиновые волокна выявляли импрегнацией серебром (Волкова и др., 1971) на пленочных препаратах костного мозга курицы домашней и голубя сизого. Для электронной микроскопии образцы костного мозга голубя сизого и воробья домового фиксировали в 2,5-м глютаральдегиде и 2 %-м $OsO_4$, заливали в аралдит. Ультратонкие срезы после монтажа на сеточках и контрастирования по методу Рейнольдса исследовали под трансмиссионным электронным микроскопом «Тесла БС-500».

**Результаты и выводы.** У птиц костномозговая строма включает мембранно-фибриллярный и клеточный компоненты. Сеть переплетающихся и ветвящихся аргирофильных ретикулиновых волокон оплетает крове-

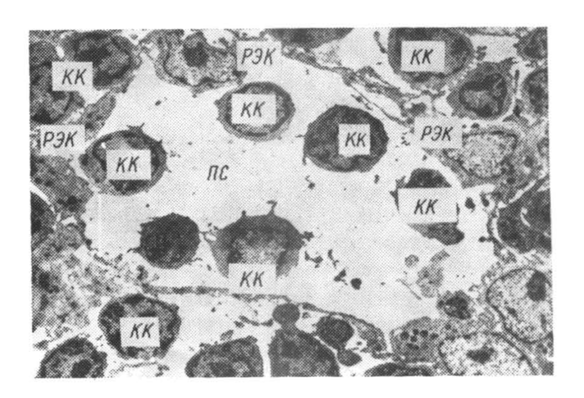



Рис. 1. Синусоид костного мозга воробья домового; просвет его ограничивают способные к фагоцитозу ретикулоэндотелиальные клетки, ×2500 (обозначения к рис. 1—3: *РЭК* — ретикулоэндотелиальная клетка; *Мф* — макрофаг; *Эц* — эритроцит; *Эб* — эритробласт; *КК* — кроветворные клетки; *ПС* — просвет сосуда; *Я* — ядро; *Мт* — митохондрия; *ГЭС* — гранулярная эндоплазматическая сеть; *ФЛ* — фаго-, лизосомы; *КГ* — комплекс Гольджи; *ЗП* — зоны просветления).

носные сосуды и разветвляется в экстраваскулярное пространство. Эти волокна являются каркасом для размещения кроветворных и стромальных клеточных элементов. Есть основания полагать, что в этой конструкции присутствует и мембрана, благодаря которой образуются полузакрытые и закрытые полости, заполненные тканевой жидкостью.

Существенным компонентом стромы костного мозга у птиц являются кровеносные сосуды, среди которых преобладают синусоиды и капилляры. Стенки синусоидов образованы одним слоем клеток с вытянутой, уплощенной ШИК-положительной цитоплазмой. Наличие в ней фаго- и лизосом (рис. 1) свидетельствует о способности этих клеток к фагоцитозу. Такие клетки по морфологии и ультраструктуре отличаются от типичных эндотелиальных клеток и могут быть названы ретикулоэндотелиальными. Их цитоплазматические отростки имеют прямые связи с ретикулиновыми волокнами и ретикулярными клетками, чем обеспечивается своеобразная фиксация-растяжка синусоидов в костном мозге. Просвет истинных кровеносных капилляров в костном мозге птиц ограничен эндотелиальными клетками без базального слоя. В некоторых случаях цитоплазматические отростки ретикулоэндотелиальных клеток синусоидов и эндотелиальных клеток капилляров выступают в просвет сосуда, что может свидетельствовать об активной подвижности клетки (Shenk et al., 1968) или об активном взаимодействии ретикулоэндотелиальных клеток с развивающимися клетками эритроидного ряда. В стенках синусоидов иногда встречаются макрофаги (рис. 2), встроенные между ретикулоэндотелиоцитами. Учитывая способность макрофагов к свободным перемещениям, положение их в составе стенки синусоида, надо полагать, является лабильным. Регуляторная роль макрофагов в кроветворении птиц не доказана. Так, Соррел и Вейс (Sorrel, Weiss, 1982), не обнаружив контакта между макрофагами и другими клетками в костном мозге эмбриона цыпленка, полагают, что макрофаги не действуют как регуляторные клетки в костном мозге птиц. В наших исследованиях были обнаружены прямые цитоплазматические контакты между макрофагами и эритробластами, причем у мест контактов иногда наблюдалось просветление цитоплазмы эритробластов (рис. 3).

Характерной особенностью костного мозга птиц

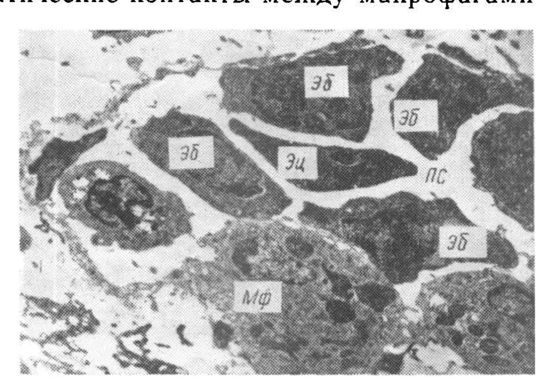



Рис. 2. Фрагмент синусоида костного мозга воробья домового; макрофаг встроен в стенку синусоида между ретикулоэндотелиоцитами, ×3000.

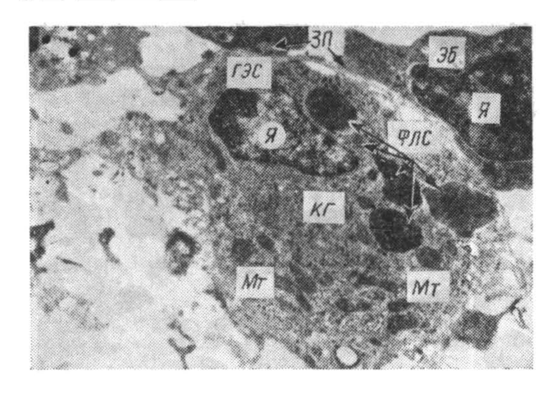



Рис. 3. Макрафаг стенки синусоида, контактирующий с эритробластами. Видны зоны просветления в цитоплазме эритробластов в местах контактов, ×8000.

по сравнению с костным мозгом амфибий и рептилий можно считать наличие в нем многочисленных фагоцитов: макрофагов и фагоцитирующих ретикулярных клеток. Эта особенность, вероятно, связана с высокой активностью энергообмена у птиц при одновременном ослаблении фагоцитарной функции адипоцитов, которые приобрели здесь более узкую специализацию. Жировые клетки также являются стромальными клеточными элементами. В костном мозге птиц они различаются по ультраструктуре, форме и размерам жировых капель, что, вероятно, связано с различными уровнями дифференцировки и функционального состояния клетки. Среди адипоцитов встречаются единицы с высоким ядерно-плазменным отношением, имеющие хорошо развитый эндоплазматический ретикулум, многочисленные митохондрии. В цитоплазме таких клеток обнаруживаются довольно мелкие капли жира, которые могут сливаться в более крупные (рис. 4). Такие адипоциты часто расположены перисинусоидально. Сходным образом расположены жировые клетки и в костном мозге млекопитающих, что позволило предположить (Чертков и др., 1984) об их происхождении из адвентициальных ретикулярных клеток. Сливаясь и увеличиваясь в диаметре, жировые капли занимают значительный объем цитоплазмы, которая на срезах выглядит в виде узкого ободка вокруг массивных жировых капель. Обычно адипоциты, особенно накопившие большие капли жира, контактируют с развивающимися кроветворными клетками, причем преимущественно гранулоцитарного ряда. Иногда цитоплазматическая мембрана жировой клетки разрывается, и жировая капля приходит в непосредственное соприкосновение с кроветворной клеткой (рис. 5). Регистрируются также случаи выхода жировых капель в просвет синусоидов, где происходит эритропоэз. Эти наблюдения могут свидетельствовать об использовании кроветворными клетками костного мозга жировых запасов адипоцитов в качестве источника энергии, которая необходима для дифференцировки, развития и выполнения клетками специфических функций.

В костном мозге у птиц регистрируются фибробластоподобные клетки. Характерная особенность их — сильно развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум, на структурах которого, как известно, происходит синтез белков (рис. 6). Можно предположить, что фибробластоподобные клетки костного мозга у птиц, также как и у млекопитающих (Мажуга, 1978), синтезируют коллагеновые белки, из которых строится фибриллярный кар-

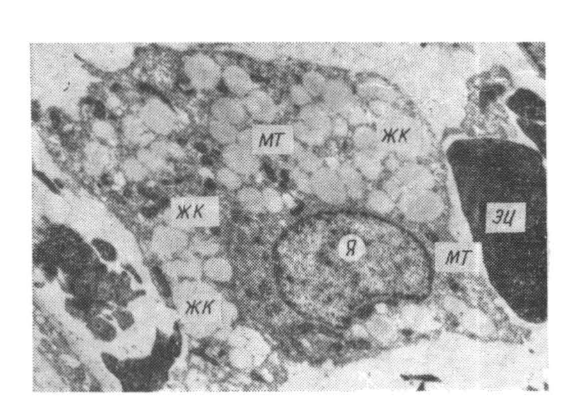
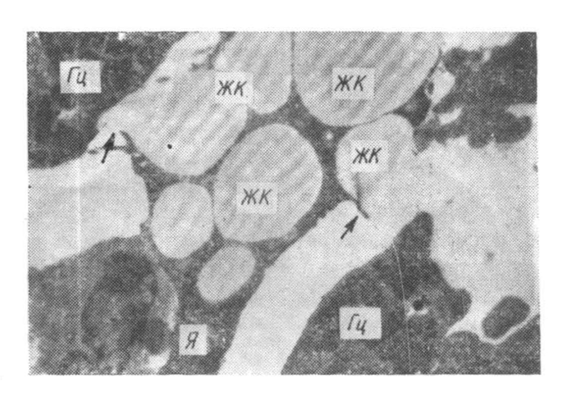



Рис. 4. Жировая клетка стромы костного мозга голубя сизого, ×8000 (обозначение к рис. 4—7: *ЛК* — лимфоцитоподобная клетка; *Гц* — гранулоцит; *Эц* — эритроцит; *Я* — ядро; *ЖК* — жировая капля; *Мт* — митохондрия; *ГЭС* — гранулярная эндоплазматическая сеть).

Рис. 5. Фрагмент адипоцита костного мозга голубя сизого. Видны выходящие через разрыв цитоплазмы жировые капли (указаны стрелками), ×6000.




нас стромы костного мозга. Иногда в цитоплазме фибробластоподобных ретикулярных клеток находятся жировые капли (рис. 6). Этот факт свидетельствует о возможности синтеза жира фибробластоподобными ретикулярными клетками.

При электронно-микроскопическом исследовании в костном мозге воробья домового и голубя сизого обнаруживаются островки лимфоцитоподобных клеток. В центре таких островков всегда находится ретикулярная клетка стромы (рис. 7). Как правило, такая стромальная клетка имеет невысокое ядерно-плазменное отношение, ядро обычно удлиненной формы, 1—2 ядрышка. Гетерохроматин занимает примембранное положение. В цитоплазме находятся многочисленные рибосомы, элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума, митохондрии. Неединичные случаи расположения лимфоцитоподобных клеток вокруг стромальных ретикулярных наводят на мысль о необходимости взаимодействий между ними для развития лимфоцитоподобных клеток. Под электронным микроскопом в костном мозге птиц обнаруживаются также стромальные клетки, окруженные плазматическими. По имеющимся сведениям, короткодистантные взаимодействия стромальных и кроветворных элементов играют важную роль в процессах дифференцировки, пролиферации, созревания и миграции стволовых кроветворных клеток и их потомков (Фриденштейн, 1982; De Bruyn, 1981; Lichtman, 1981), но механизм, посредством которого взаимодействуют контактирующие гемопоэтические и стромальные клетки, остается пока не известен. При наблюдении над первичными культурами костного мозга (Мажуга, Михайловская, 1975) получены убедительные доказательства того, что ретикулярные клетки выделяют синтезированные продукты белковой и нуклеиновой природы в окружающую среду для потребления другими клетками.

Таким образом, стромальная часть костного мозга у птиц представлена мембранно-фибриллярным и клеточным компонентами. Гетерогенность клеточной популяции, включающей ретикулоэндотелиальные, эндотелиальные, фагоцитирующие ретикулярные клетки, макрофаги, фибробластоподобные ретикулярные клетки, адипоциты, объясняется многообразием процессов, протекающих при кроветворении. Среди них: синтез коллагена, накопление энергетических субстратов, фагоцитоз и другие. Важную роль в создании условий для гемопоэза, вероятно, играют межклеточные взаимодействия между стромальными и кроветворными клетками. У птиц заметно прогрессируют специфические дифференциации клеточных элементов стромы костного моз-

Рис. 6. Фибробластоподобная ретикулярная клетка в костном мозге голубя сизого, ×4000.

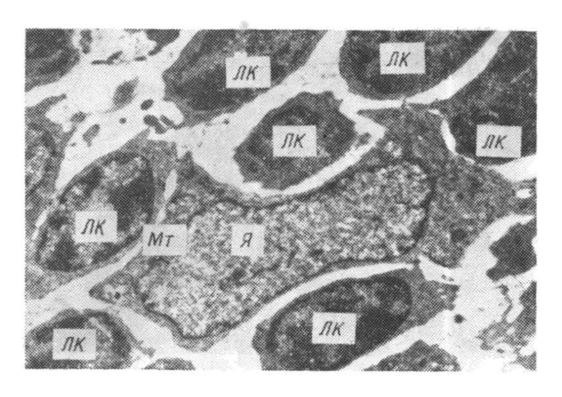



Рис. 7. Ретикулярная клетка стромы, окруженная лимфоцитоподобными клетками в костном мозге воробья домового, ×6000.

га, по сравнению с пойкилотермными наземными позвоночными. Это связано, по-видимому, с общей интенсификацией кроветворения и приобретением в этом процессе миелоидной тканью доминирующей роли.


*Акилов А. Т., Заремская А. М.* Элементы крови и очаги гемопоэза амниот в филогенезе // Цитологические механизмы гистогенезов.— М. : Наука, 1979.— С. 63—65.

*Волкова О. В., Елецкий Ю. К.* Основы гистологии и гистологической техники.— М. : Медицина, 1971.— С. 219—221.

*Мажуга П. М., Михайловская Э. В.* Жизнь клеток. Микрофильм.— М. : Вузфильм, 1975.— Ч. 1—2.

*Мажуга П. М.* Кровеносные капилляры и ретикуло-эндотелиальная система костного мозга.— Киев : Наук. думка, 1978.— 175 с.

*Фриденштейн А. Я.* Стромальные клетки костного мозга и кроветворное микроокружение // Арх. патологии.— 1982.— **44**, вып. 10.— С. 3—11.

*Хамидов Д. Х., Акилов А. Т., Турдыев А. А.* Кровь и кроветворение у позвоночных животных.— Ташкент : Фан, 1978.— 168 с.

*Чертков И. Л., Гуревич А. А.* Стволовая кроветворная клетка и ее микроокружение.— М. : Медицина, 1984.— 240 с.

*Bassis M.* Reinterpretation des frottis danguins.— Paris, 1976.

*De Bruyn P. P.* Structural substrates of bone marrow function // Seminars Hematol.— 1981.— **18**, № 3.— P. 179—183.

*Lichtman M. A.* The ultrastructure of the hemopoietic environment of the marrow : a review // Exp. Hematol.— 1981.— **9**. № 3.— P. 391—410.

*Schenk R. K., Weiner I., Spiro D.* Fine structural aspects of vascular invasion of the tibial epiphyseal plate of growing rats // Acta anat.— 1968.— **69**, N 1.— P. 1—17.

*Sorrel J. M., Weiss L.* Intracellular junctions in the hematopoietic compartmets of embryonic chick bone marrow // Amer. J. Anat.— 1982.— **164**, N 3.— P. 57—66.

*Weiss L.* The haemopoietic microenvironment of bone marrow: an ultrastructural study of the interactions of blood cells, stroma and blood vessels // Blood Cells and Vessel Walls. Functional Interactions.— Amsterdam, 1980.— P. 3—19.


Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 22.12.89

**Bone Marrow Strome in Birds. Skripchenko E. V.— Vestn. zool., 1991, N 3.—** Stromal part of the bone marrow in birds is established to consist of membrane-fibrillar cellular components. Cell population includes reticulo-endothelial, endothelial phagocytable, reticular, fibroblast-like reticular cells and adipocytes. Cellular component heterogenity is explained by haemopoietic processes diversity: collagen synthesis, energetic substrates and phagocytes accumulation etc. Intercellular interrelation between stromatic and haemopoietic cells are suggested to play an important role in supporting conditions for haemopoiesis. A progress in specific differentiation of bone marrow strome cellular elements is pointed out in birds, as compared to poikilothermal terrestrial vertebrates, which is a result of general haemopoiesis intensification with dominating role of myeloid tissue.

## ЗАМЕТКИ

**Peribatodes correptaria Zeller (Lepidoptera, Geometridae) — первая находка на Кавказе:** ♂, Абхазская АССР, окр. г. Гагра, 12.09.1978 (Волошанюк). Распространение: Югославия, Венгрия, Болгария, Албания, Греция, Малая Азия; в пределах СССР был известен только из Крыма (Будашкин, Костюк, 1987).— **И. Ю. Костюк** (Киевский университет).